

白蜡吉丁柄腹茧蜂的寄生和繁殖生物学

王小艺¹ 杨忠岐^{1,*} 武 辉² 刘松君³ 王红艳³ 白 玲³

(1. 中国林业科学研究院森林生态环境与保护研究所 国家林业局森林保护学重点实验室 北京 100091;

2. 西北农林科技大学林学院 陕西杨凌 712100; 3. 天津市官港森林公园 天津 300274)

摘要: 白蜡吉丁柄腹茧蜂 *Spathius agrili* Yang 是我国天津地区寄生白蜡窄吉丁幼虫的一种重要天敌。本研究通过林间调查并结合室内观察,测定了该寄生蜂在不同营养条件下的存活时间和不同时期的产卵量,调查了不同寄主大小对寄生蜂后代生长发育的影响,以及寄生蜂对不同深度树皮下的寄主利用情况。结果表明:不同营养条件下白蜡吉丁柄腹茧蜂的存活时间差异很大,补充 20% 蜂蜜水的成蜂存活时间明显延长,最长可达 3 个月。相同条件下雌蜂的存活时间比雄蜂略长。在补充营养的条件下,茧蜂的产卵时间最长可达 8 周,产卵的高峰在羽化后第 2 周前后,平均每雌每周产卵量在整个产卵期内基本保持在 8~12 粒上下,没有大的波动。茧蜂低龄幼虫也可能分泌毒素主动攻击寄主,提高了寄生蜂后代的生存能力。寄主个体大,营养量也大,寄生其上的茧蜂幼虫成功完成发育的数量随之增加,表明寄主营养资源的多少直接影响到寄生蜂后代的生长发育和存活。白蜡吉丁柄腹茧蜂对 1~6.5 mm 树皮深度范围内的适龄寄主幼虫均能够寄生利用,约 92% 的被寄生白蜡窄吉丁幼虫个体分布于 1~4 mm 深度的树皮,在 3 mm 厚的树皮分布的数量最多。茧蜂数量与树皮深度大致上呈抛物线关系,理论上在树皮深度为 3.97 mm 处茧蜂分布数量最多。

关键词: 白蜡窄吉丁; 白蜡吉丁柄腹茧蜂; 寿命; 产卵; 寄主利用; 生物防治

中图分类号: Q968.1; S763.306.4 文献标识码: A 文章编号: 0454-6296(2007)09-0920-07

Parasitism and reproductive biology of *Spathius agrili* Yang (Hymenoptera: Braconidae)

WANG Xiao-Yi¹, YANG Zhong-Qi^{1,*}, WU Hui², LIU Song-Jun³, WANG Hong-Yan³, BAI Ling³ (1. The Key Laboratory of Forest Protection, State Forestry Administration of China, Research Institute of Forest Ecology, Environment and Protection, Chinese Academy of Forestry, Beijing 100091, China; 2. College of Forestry, Northwest Agricultural & Forestry University, Yangling, Shaanxi 712100, China; 3. Guangang Forest Park, Tianjin 300274, China)

Abstract: *Spathius agrili* Yang (Hymenoptera: Braconidae) is an important natural enemy parasitizing larvae of the emerald ash borer (EAB), *Agrilus planipennis* Fairmaire (= *A. marcopoli* Obenberger) (Coleoptera: Buprestidae), in Tianjin, China. The survival time of *S. agrili* under different nutrimental conditions, egg productions of the parasitic wasp at different periods, influence of host size on the development of wasp offspring, and utilization of host beneath the bark of different thickness, were investigated in fields, combining with observations in the laboratory. The results showed that the survival days of the parasitoid differ significantly under different nutritional conditions. Wasps can live pronouncedly longer after feeding 20% honey dilution with the maximal survival time of 3 months, and under the same conditions females usually can survive a little longer than males. When supplied with nutrition, the maximum period for oviposition of the braconid is up to 8 weeks with the peak around the 2nd week. During the whole oviposition period, the mean egg production of 8–12 eggs per female per week is almost constantly maintained without high fluctuation. The newly hatched larvae of *S. agrili* may produce venoms and attack host initiatively, so help to improve the

基金项目: 国家“十一五”科技支撑计划课题(2006BAD08A12); 国家自然科学基金项目(30671689, 30400343); 美国农业部林业局和动植物检疫局资助项目; 瑞典国际科学基金项目 International Foundation for Science (D/3689-2, Sweden)

作者简介: 王小艺, 男, 1974 年 1 月生, 湖南临澧人, 博士, 副研究员, 主要从事害虫生物防治研究, E-mail: xywang@caf.ac.cn

* 通讯作者 Author for correspondence, Tel.: 010-62889502; E-mail: yzhqi@caf.ac.cn

收稿日期 Received: 2007-03-09; 接受日期 Accepted: 2007-08-20

survival opportunities of parasitoid progeny. The number of successfully developed parasitoid offspring from host enhances with the increase of host larval weight, which indicates that the host nutrition capacity affects the development and survival of wasp progeny. *S. agrili* can utilize those hosts at right ages beneath the bark of 1–6.5 mm in thickness. Approximately 92% EAB larvae parasitized by *Spathius* are distributed at 1–4 mm thickness of the bark with the peak at 3 mm. Relationship between the number of wasps and bark thickness can be simulated with a quadratic parabola roughly, and the theoretical maximum number of the parasitoid would be expected at 3.97 mm thickness of the bark.

Key words: *Agilus planipennis*; *Spathius agrili*; longevity; oviposition; host utilization; biological control

天敌生物学特性的细致调查对害虫生物防治的成功往往是至关重要的。白蜡窄吉丁 *Agilus planipennis* Fairmaire(鞘翅目:吉丁甲科)是白蜡属 *Fraxinus* 树木的一种重要蛀干害虫,国内主要分布于东北三省、山东、河北、天津、北京等地(于诚铭,1992;潘志刚和游应天,1994;张良玉等,1995;刘海清等,1996),危害我国园林风景绿化树如绒毛白蜡 *F. velutina*、美国白蜡 *F. americana*、洋白蜡 *F. pennsylvanica* var. *lanceolata* 以及我国重要的用材树种水曲柳 *F. mandshurica* 等(于诚铭,1992;赵同海等,2005)。白蜡窄吉丁幼虫取食树木韧皮部组织,随着虫龄的增长逐渐深入,直达形成层,虫粪不外排,充塞于蛀道内,隐蔽性强,防治困难(王小艺,2005)。

白蜡吉丁柄腹茧蜂 *Spathius agrili* Yang(膜翅目:茧蜂科)是天津地区发现的一种重要的天敌新种(Yang *et al.*, 2005)。该蜂群集外寄生白蜡窄吉丁幼虫,是一种专化性很强的抑性外寄生蜂(王小艺,2005),在时间和空间上对寄主害虫的跟随作用均很明显,搜索能力和寄主攻击能力很强,具有良好的生物防治应用前景(王小艺和杨忠岐,2005;王小艺等,2006)。为有效利用该天敌,我们通过林间调查并结合室内观察,研究了白蜡吉丁柄腹茧蜂不同时期的产卵量和存活率,产卵量与寄主幼虫大小的关系,以及寄生蜂对不同树皮深度下的寄主营养资源的利用情况,以期为今后的生物防治提供基础性数据,现将研究结果报道如下。

1 材料与方法

1.1 调查地情况

调查地点位于天津市大港区官港森林公园内,38°56'N,117°29'E。树种为10年生的绒毛白蜡 *F. velutina* 片林。受害较重,有虫株率在80%以上。白蜡窄吉丁幼虫和其寄生蜂均采自于该地。

1.2 不同营养条件下白蜡吉丁柄腹茧蜂的存活时

间测定

白蜡吉丁柄腹茧蜂羽化后引入玻璃试管内,测定不同营养条件下成蜂的存活时间,处理分为如下3组:(1)取食蜂蜜(用脱脂棉球蘸20%蜂蜜供羽化的成蜂取食);(2)仅提供水分(滴加蒸馏水于试管内的多层滤纸上);(3)什么也不提供。分雌雄逐日记录存活的成蜂数量。

1.3 不同时期白蜡吉丁柄腹茧蜂的产卵量测定

寄主白蜡窄吉丁幼虫于7–8月份采回公园管理处养虫室,在室内自然变温条件下用绒毛白蜡枝条进行饲养,将直径为1.0~1.5 cm白蜡树枝剪成5~10 cm长的小段,剖开成两半,在其中一半靠近树皮处刻一长约3 cm的小槽,再将1头3~4龄白蜡窄吉丁幼虫放入槽内,随后合上剖开的两半枝段,用橡皮筋绑好,枝段两头最后用石蜡封住以防过早失水,令白蜡窄吉丁虫在枝段内自行蛀食。将新羽化的白蜡吉丁柄腹茧蜂成蜂1雄1雌引入Φ2.8 cm×11.5 cm的玻璃管内,补充20%蜂蜜供成蜂取食,每管接入1根上述带有寄主幼虫的枝条,用棉团塞紧管口,每隔2~3天取出木段检查是否已产卵,统计每头雌蜂的平均总产卵量和平均每雌每周产卵量,直至雌成蜂死亡。试验重复15次。

1.4 白蜡吉丁柄腹茧蜂不同龄期幼虫对寄主幼虫的攻击能力测定

由于白蜡吉丁柄腹茧蜂是一种抑性外寄生蜂,自然条件下雌成蜂发现适龄的寄主幼虫后,首先注射毒液将寄主永久性地麻痹,然后再在其体表产卵。其后代孵化后即在该失去防卫能力的寄主幼虫上取食并完成发育。为检验白蜡吉丁柄腹茧蜂的各龄幼虫自身是否具备泌毒功能,测定了茧蜂各龄幼虫对健康寄主的攻击能力。为试验操作方便,将白蜡吉丁柄腹茧蜂幼虫依个体大小分为3组,即1~2龄为一组,3~4龄为一组,5龄为一组。将各组幼虫人工接到健康的寄主白蜡窄吉丁4龄幼虫体表,观察其攻击并取食寄主幼虫的行为,计算完成发育(结茧化

蛹)的百分率,以及各处理未完成发育个体的存活天数,并比较各处理之间是否具有显著差异。

1.5 白蜡窄吉丁幼虫体重与大小的关系调查

调查并测量不同龄期的健康白蜡窄吉丁幼虫的体重、体长、体宽和前胸背板宽等指标,试虫体重用 TG328A 型分析天平(上海天平仪器厂产品,准确度为 0.1 mg)称量。并拟合白蜡窄吉丁幼虫体重与大小之间的数学关系,统计不同龄数白蜡窄吉丁幼虫平均体重。每一龄期测量 20 头左右幼虫。

1.6 白蜡吉丁柄腹茧蜂生长发育与寄主大小、树皮深度的关系调查

在寄主白蜡窄吉丁的幼虫活动期(7~10月),每3天到林间进行一次调查,随机取样,每次调查5~10株白蜡树,按不同方位在离地0.5~1.5m高度范围内树皮纵裂处剥取4~6点,检查白蜡窄吉丁幼虫是否被寄生。记录被寄生幼虫蛀道内已成功完成发育的茧蜂数量和相应的寄主幼虫个体大小及其蛀道所在的树皮深度,寄主坑道所在树皮深度用不锈钢直尺(精度为0.5 mm)测定,并拟合它们之间的相互关系。2004至2005年共记录88例林间被寄生的寄主参与了统计分析。

1.7 数据的统计分析

所有试验数据的统计分析均采用 SAS 软件包(Statistical Analysis System)进行(陈子星和徐夕水,1997)。不同龄数之间白蜡窄吉丁幼虫平均体重采用 Tukey's Studentized Range Test(TSRT)多重比较的方差分析方法检验差异是否达到显著水平。用回归分析拟合寄主幼虫体重和大小之间的关系、茧蜂产卵量与寄主幼虫大小之间的关系以及茧蜂数量与树皮深度之间的关系,并用相关系数、*F*值和显著水平 *P* 检验方程的适合度。

2 结果与分析

2.1 不同营养条件下茧蜂的存活时间

不同营养条件下白蜡吉丁柄腹茧蜂的存活时间差异很大,特别是补充20%蜂蜜水的成蜂存活时间明显要长,最长可达3个多月(图1:A)。而仅补充水分和不补充任何物质的成蜂最长寿命仅分别为18天和12天(图1:B,C)。此外,在相同条件下,一般来说雌蜂的存活时间比雄蜂略长。

2.2 不同时期茧蜂的产卵量

在补充20%蜂蜜水的条件下,共有12头雌蜂产卵,总产卵量为279粒,茧蜂的产卵时间最长达8周。产卵的高峰在第2周前后,达80多粒(图2)。

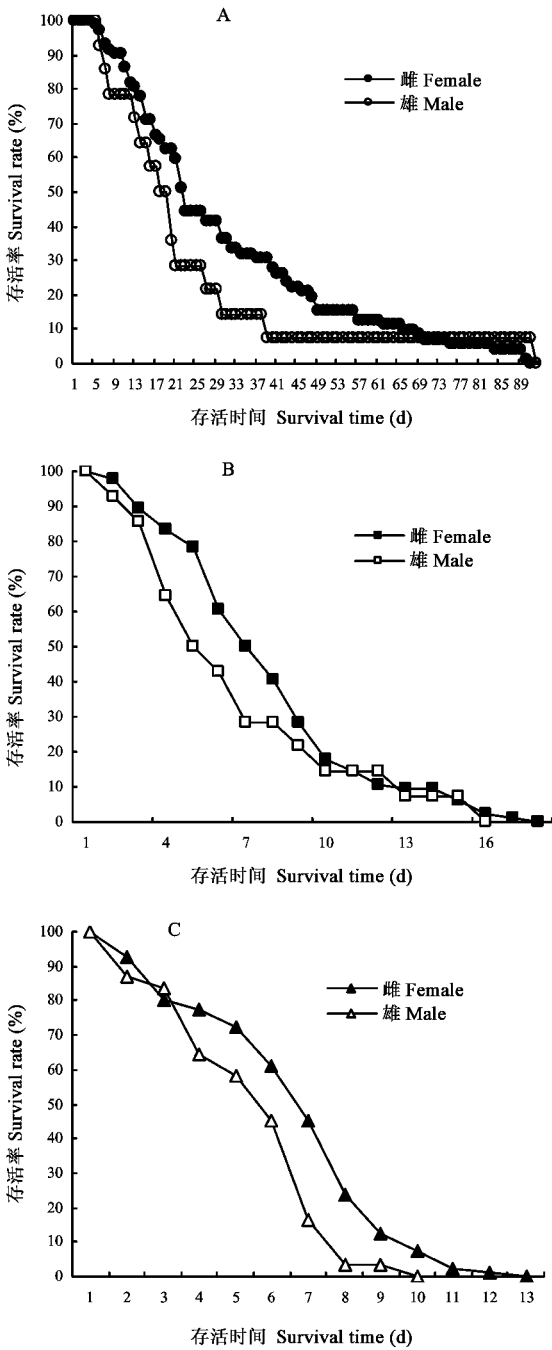


图1 不同营养条件下白蜡吉丁柄腹茧蜂的存活时间
Fig. 1 Survival time of *Spathius agrili* under different nutrimental condition
A: 补充20%蜂蜜 20% honey solution supplied; B: 补充水分 Water only supplied; C: 不补充任何物质 Nothing supplied.

而平均每雌每周产卵量在整个产卵期内基本保持在8~12粒上下,没有太大的起伏波动(图2)。

2.3 白蜡吉丁柄腹茧蜂不同龄期幼虫对寄主幼虫的攻击能力

研究结果显示,将低龄的茧蜂幼虫(1~2龄)人工接在新鲜的寄主幼虫活体上,它们绝大部分能主动叮附上寄主并取食,最后完成生长发育(表1)。

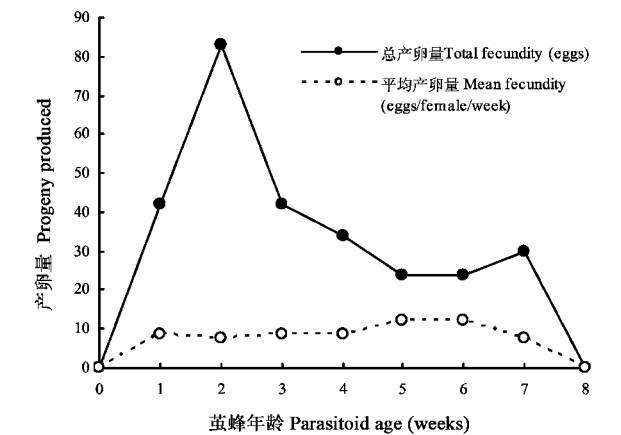


图2 白蜡吉丁柄腹茧蜂不同时期的产卵量
Fig. 2 Fecundity of *Spathius agrili* at different period

表1 不同龄期的白蜡吉丁柄腹茧蜂对寄主幼虫的攻击能力

Table 1 Attack ability of <i>Spathius agrili</i> larvae in different instar to host larvae			
白蜡窄吉丁幼虫龄期 EAB larval instar	试验虫数(头) Number of tested insects	完成发育(化蛹率)(%) Pupation rate(%)	未完成发育者存活天数(d) Survival days of those not fully developed
1~2龄 1st-2nd instar	58	67.24 a	9.03 ± 4.52 a
3~4龄 3rd-4th instar	40	17.50 b	5.51 ± 0.98 a
5龄 5th instar	20	75.00 a	11.63 ± 1.14 a

2.4 白蜡窄吉丁幼虫体重与个体大小的关系

林间调查中常常发现被寄生的白蜡窄吉丁幼虫已被茧蜂取食殆尽,无法测定寄主幼虫的生物量(体重)因此,有必要首先拟合白蜡窄吉丁幼虫体重与个体大小之间的关系。测量结果表明,随着其个体大小的增加白蜡窄吉丁幼虫的体重明显上升,体重与体长($F_{1,76} = 1903.29, P < 0.0001$;图3:A)体宽($F_{1,76} = 1821.68, P < 0.0001$;图3:B)和前胸背板宽($F_{1,76} = 1175.52, P < 0.0001$;图3:C)之间呈显著的正相关,经测定为指数函数的关系。白蜡窄吉丁幼虫有4个龄期(王小艺等,2005),虽然白蜡窄吉丁幼虫体重随着其龄数的增长而增加,但1~3龄幼虫的平均体重之间无显著差异,仅4龄幼虫的平均体重显著高于前三个龄期的幼虫($F_{3,74} = 40.19, P < 0.0001$;图3:D)。

2.5 寄主大小对寄生蜂后代发育的影响

研究结果显示,1头寄主上的出蜂量为1~18头,平均约8头/寄主。随着寄主体重的增加,意味着其营养量增加,在寄主上成功完成发育的茧蜂数量也呈增加的趋势(图4)。可见寄主幼虫所含营养成分的多少明显影响到寄生蜂后代的生长发育和存活。成功完成发育的茧蜂后代数量与寄主体重之间

这表明茧蜂低龄幼虫自身可以分泌毒液麻痹寄主,从而有利于它们生存。1~2龄茧蜂幼虫完成发育的比例为67.24%,显著大于3~4龄幼虫的化蛹率17.50%($t_{39,57} = 5.51, P < 0.0001$),与5龄幼虫的化蛹率(75.00%)相比无显著差异($t_{19,57} = 0.64, P = 0.5230$)。3~4龄茧蜂幼虫完成生长发育的比例也明显低于5龄幼虫($t_{39,39} = 5.18, P < 0.0001$)。但5龄茧蜂幼虫与1~2龄的情况不一样,5龄茧蜂幼虫通常接入后并不再取食寄主了,因为极易从寄主身上掉落,根本叮附不上寄主,因此5龄茧蜂幼虫往往是直接结茧。3~4龄幼虫也存在这种情况,只不过略好一些。各处理未化蛹的个体平均存活时间在5.51~11.63天之间,没有显著差异($F_{2,18} = 2.81, P = 0.0867$)。

的拟合关系为对数正相关关系($F_{1,87} = 106.86, P < 0.0001$)。

由于寄主体重是根据2.3中拟合的白蜡窄吉丁体重与幼虫大小(体长、长宽和前胸背板宽)之间的关系方程计算所得,这与实际体重必然会有所差异。有的只能测到其中某一项数据,不止一项数据时则根据相关系数较大的方程进行计算。

2.6 茧蜂对不同树皮深度下寄主资源的利用率

白蜡吉丁柄腹茧蜂对1~6.5 mm树皮深度范围内的适龄寄主幼虫均能够寄生利用,约有92%的被寄生白蜡窄吉丁幼虫分布于1~4 mm深度的树皮下,而在3 mm树皮深度下分布的个体最多(图5)。如果以不同树皮深度下采集到的茧蜂数量计,则发现茧蜂数量与树皮深度大致上呈抛物线关系($F_{2,77} = 18.85, P < 0.0001$;图6)。据此方程推算,理论上在树皮深度为3.97 mm处茧蜂分布数量最多,平均为每头寄主上10.34头。这与实际情况略有差异,林间调查发现一般在树皮厚约3 mm左右的茧蜂分布数量最多,这可能是因为所拟合曲线方程的相关系数($r = 0.5733$)偏低造成的。

3 讨论

白蜡吉丁柄腹茧蜂一般只寄生3~4龄的白蜡

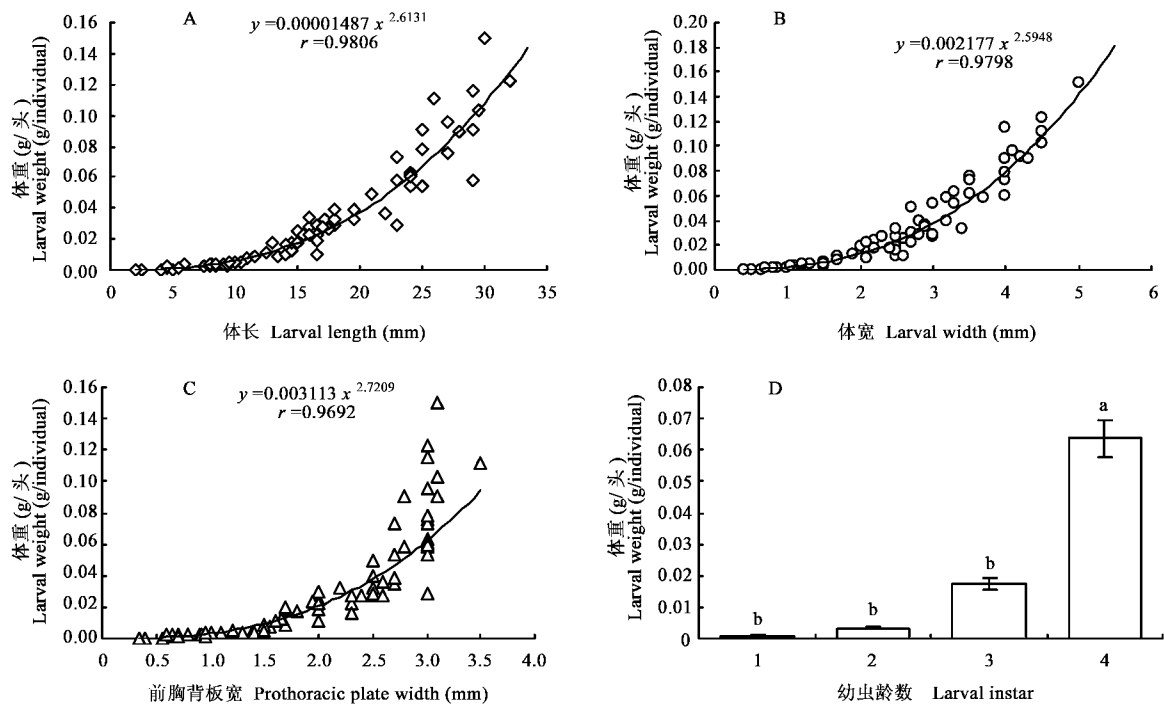


图 3 白蜡窄吉丁幼虫体重与体长 (A)、体宽 (B)、前胸背板宽 (C) 和龄数 (D) 之间的关系

Fig. 3 Relationships between EAB larval weight and larval length (A), larval width (B), pronotum width (C), and larval instar (D)

D 中柱顶端不同字母表示经多重比较 (TSRT) 后处理在 $\alpha = 0.01$ 水平上差异显著。Different letters above bars indicate that mean ($\pm SE$) differ significantly at $\alpha = 0.01$ based on analysis of variance (TSRT) in the Fig. D.

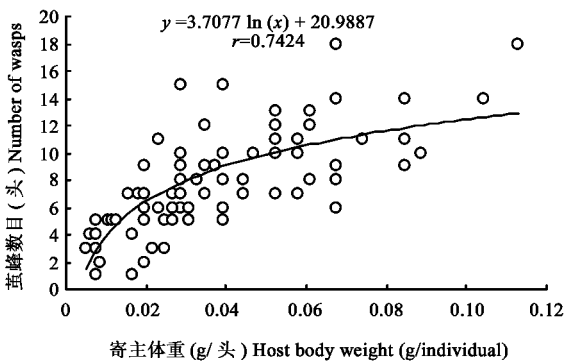


图 4 成功发育的茧蜂后代数量与寄主体重之间的关系

Fig. 4 Relationship between the number of successfully developed wasp progeny and host larval weight

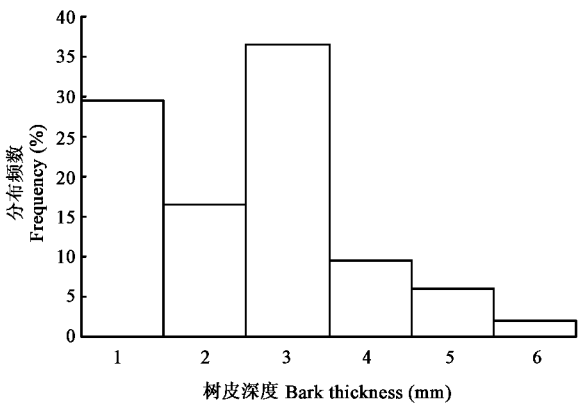


图 5 不同树皮深度下被寄生白蜡窄吉丁幼虫的分布频数

Fig. 5 Frequency of EAB larvae parasitized at different thickness of the bark

窄吉丁幼虫 极少寄生 2 龄幼虫, 而对于 1 龄幼虫绝不寄生 (王小艺等, 2006)。虽然该寄生蜂偏好寄生个体较大的寄主幼虫, 但林间调查中有时发现, 在个体较大的寄主幼虫上也有产卵量很少的现象。在有些被寄生的寄主蛀道内, 茧蜂完成发育后尚存留有部分未取食完的寄主虫体 (由于毒液的作用, 剩余虫体仍很新鲜, 没有腐烂变质的迹象)。这可能是由于白蜡吉丁柄腹茧蜂属于卵悖产类的寄生蜂, 成虫在自然状态下存活时间较长, 产卵管内一般仅含有少量成熟的卵粒 (王小艺, 2005)。因此, 有时即使遇上

很适宜的寄主, 但产卵管内的成熟卵粒数有限, 也只能产少数几粒卵。当然, 也有这种情况, 即如果产卵时恰好受到外界惊扰也可能使产卵行为中止, 从而造成即使在较大寄主上产卵量也不够的现象。

某些蛀干害虫寄生蜂的空间分布与树皮深度相关 (Urano and Hijii, 1995; Paine *et al.* 2000; Hanks *et al.* 2001), 这与寄生蜂产卵器的长短有关。具有不同长度产卵管的寄生蜂对不同深度树皮下的寄主利用率是不同的。白蜡吉丁柄腹茧蜂的产卵管较长,

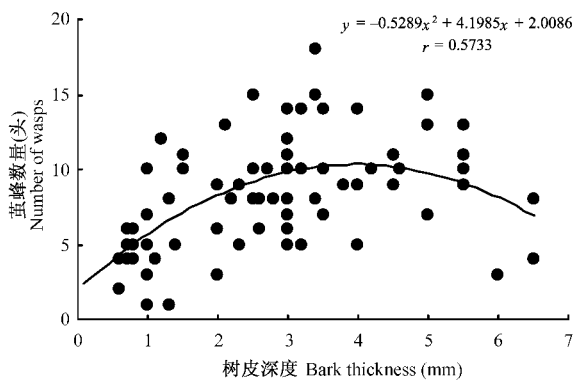


图 6 茧蜂在不同树皮深度寄主蛀道内的分布规律

Fig. 6 Distribution pattern of parasitoids in host galleries at different thickness of the bark

伸出腹部末端体外的产卵器可见部分长约 2 mm。由调查数据得知,最深被寄生的寄主幼虫在树皮下约 6.5 mm 处,超过此深度的白蜡窄吉丁幼虫则不能被该蜂所寄生,但可以被东方副凿姬蜂 *Deuteroxoides orientalis* Uchida、肿腿蜂 *Scleroderma* sp. 和啄木鸟等其他天敌所取食(王小艺,2005)。在林间实际调查中也发现,位于较薄且光滑树皮下的白蜡窄吉丁适龄幼虫寄生率往往很高,而在树龄较大的老厚树皮下被该茧蜂寄生的寄主幼虫要相对少得多。

由于白蜡吉丁柄腹茧蜂是一种抑性外寄生蜂,此类成蜂在产卵前须先注射毒液将寄主幼虫麻痹使其不食不动并保持新鲜状态,以利于后代取食(王小艺,2005)。这种麻痹是永久性的、不可恢复的。因此,寄生蜂一旦给寄主产完卵,则寄主将很快停止生长发育,甚至死亡。也就是说,此时寄主所能给其后代提供的营养物质就已固定了。所以寄生蜂偏向选择尽可能大的寄主个体为寄生目标,或根据寄主个体大小决定产卵量的多少,因为个体较大的寄主必然含有更多的营养物质资源。

白蜡吉丁柄腹茧蜂只对隐蔽性的寄主感兴趣,不寄生裸露的白蜡窄吉丁幼虫。因为寄主的隐蔽性可显著提高寄生蜂后代的适应性,是雌蜂接受寄主产卵时判断寄主质量的一个重要指标(Ueno,2000)。白蜡窄吉丁幼虫自孵化后一直在树皮下蛀食,营隐蔽性生活,虫粪不向外排泄,紧紧堆积于其身后蛀成的封闭的扁平状坑道(王小艺,2005)。那么对于如此高度隐蔽的寄主昆虫,寄生蜂是如何找到寄主,又如何判定树皮下的寄主幼虫的个体大小和深度、从而决定是否产卵和产多少卵?业已知道,寄生蜂能够根据受害寄主植物所产生的化合物的气味(Mattiacci

et al.,1999)寄主虫粪挥发物(Lewis and Tumlinson,1988)寄主坑道内共生菌的挥发物(Pettersson,2001)寄主成虫在产卵位置留下的标记化合物(Wiskerke *et al.*,1993)等化学线索搜寻和定位寄主。但寄主定位不仅仅是简单地根据化学信息物质,而且还包括视觉的、声音的、接触的、甚至热源的信号(Quicke,1997)。如某些寄生蜂可能通过红外线(Richerson and Borden,1972)振动探测(vibrational sounding)(Wäckers *et al.*,1998;Broad and Quicke,2000;Fischer *et al.*,2003)等机制寻找寄主。显然,对于白蜡窄吉丁这样高度隐蔽性的害虫,其虫粪不排出树外,受害部分树皮(即蛀道)不凹陷,从树皮外部很难发现其在内部危害的痕迹,白蜡吉丁柄腹茧蜂要发现并准确定位寄主,依赖视觉、触觉、嗅觉似乎不太可能,最有可能的机制是根据振动或者红外线探测进行定位,但这还需要进一步验证。而且找到寄主后,寄生蜂又如何判断树皮下的寄主是否已被寄生,从而不会重复产卵?这些问题还有待于进一步研究。

参 考 文 献 (References)

Broad GR,Quicke DL,2000. The adaptive significance of host location by vibrational sounding in parasitoid wasps. *Proceedings of the Royal Society of London (B)*,267(1460):2403-2409.

Chen ZX,Xu XS,1997. Key to Exercises in SAS Program of Biostatistics. Beijing:Computer Centre of Chinese Academy of Agricultural Sciences. 38-40,117-123.[陈子星,徐夕水主编,1997.生物统计SAS程序题解.北京:中国农业科学院计算中心.38-40,117-123]

Fischer S,Samietz J,Dorn S,2003. Efficiency of vibrational sounding in parasitoid host location depends on substrate density. *Journal of Comparative Physiology (A)*,189(10):723-730.

Hanks LM,Millar JG,Paine TD,Wang Q,Paine EO,2001. Patterns of host utilization by two parasitoids (Hymenoptera: Braconidae) of the *Eucalyptus* longhorned borer (Coleoptera: Cerambycidae). *Biological Control*,21(2):152-159.

Lewis WJ,Tumlinson JH,1988. Host detection by chemically mediated associative learning in a parasitic wasp. *Nature*,331:257-259.

Liu HQ, Ma RS, Li QH,1996. Investigation and control techniques of *Agrilus marcopoli* Obenberger. *Tianjin Agric. For. Sci. Technol.*, (1):46-48.[刘海清,马润生,李庆海,1996. 栎小吉丁虫的调查研究和防治技术.天津农林科技,(1):46-48]

Mattiacci L,Hütter E,Dorn S,1999. Host location of *Hyssopus pallidus*, a larval parasitoid of the codling moth, *Cydia pomonella*. *Biological Control*,15(3):241-251.

Paine TD,Paine EO,Hanks LM,Millar JG,2000. Resource partitioning among parasitoids (Hymenoptera: Braconidae) of *Phoracantha semipunctata* in their native range. *Biological Control*,19(3):223-

- 231.
- Pan ZG, You YT, 1994. Growing Exotic Trees in China. Beijing: Beijing Science & Technology Press. 632 – 643. [潘志刚, 游应天 主编, 1994. 中国主要外来树种引种栽培. 北京: 北京科学技术出版社. 632 – 643]
- Petterson EM, 2001. Volatiles from potential hosts of *Rhopalicus tutela*, a bark beetle parasitoid. *Journal of Chemical Ecology*, 27(11): 219 – 231.
- Quicke DLJ, 1997. Parasitic Wasps. London: Chapman & Hall. 256 – 262.
- Richerson JV, Borden JH, 1972. Host finding behaviour of *Coeloides brunneri* (Hymenoptera: Braconidae). *The Canadian Entomologist*, 104: 1235 – 1250.
- Ueno T, 2000. Host concealment: a determinant for host acceptance and feeding in an ectoparasitoid wasp. *Oikos*, 89(2): 223 – 230.
- Urano T, Hiji N, 1995. Resource utilization and sex allocation in response to host size in two ectoparasitoid wasps on subcortical beetles. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 74(1): 23 – 35.
- Wäckers FL, Mitter E, Dorn S, 1998. Vibrational sounding by the pupal parasitoid *Pimpla* (*Coccysgomimus*) *turonellae*: an additional solution to the reliability-detectability problem. *Biological Control*, 11(2): 141 – 146.
- Wang XY, 2005. Biology of the Emerald Ash Borer and Its Biological Control. Beijing: Postdoctoral Research Report, Chinese Academy of Forestry. [王小艺, 2005. 白蜡窄吉丁的生物学及其生物防治研究. 北京: 中国林业科学研究院博士后出站报告]
- Wang XY, Yang ZQ, 2005. Relationships of spatial patterns between larvae of the emerald ash borer and its natural enemies. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 16(8): 1427 – 1431. [王小艺, 杨忠岐, 2005. 白蜡窄吉丁幼虫及其天敌在空间格局上的关系. 应用生态学报, 16(8): 1427 – 1431]
- Wang XY, Yang ZQ, Liu GJ, Liu ES, 2005. Larval instars and stadia of the emerald ash borer, *Agrilus planipennis* Fairmaire (Coleoptera: Buprestidae). *Scientia Silvae Sinicae*, 41(3): 97 – 102. [王小艺, 杨忠岐, 刘桂军, 刘恩山, 2005. 白蜡窄吉丁幼虫的龄数和龄期测定. 林业科学, 41(3): 97 – 102]
- Wang XY, Yang ZQ, Liu GJ, Liu ES, 2006. Relationships between the emergence and oviposition of ectoparasitoid *Spathius agrili* Yang and its host emerald ash borer, *Agrilus planipennis* Fairmaire. *Acta Ecologica Sinica*, 26(4): 1103 – 1109. [王小艺, 杨忠岐, 刘桂军, 刘恩山, 2006. 白蜡吉丁柄腹茧蜂的羽化和产卵与寄主之间的关系. 生态学报, 26(4): 1103 – 1109]
- Wiskerke JSC, Dicke M, Vet LEM, 1993. Larval parasitoid uses aggregation pheromone of adult hosts in foraging behaviour: a solution to the reliability-detectability problem. *Oecologia*, 93(1): 145 – 148.
- Yang ZQ, Strazanac JS, Marsh PM, van Achterberg C, Choi WY, 2005. First recorded parasitoid from China of *Agrilus planipennis*: A new species of *Spathius* (Hymenoptera: Braconidae: Doryctinae). *Annals of the Entomological Society of America*, 98(5): 636 – 642.
- Yu CM, 1992. *Agrilus marcopoli* Obenberger. In: Xiao GR ed. Forest Insects of China. 2nd ed. Beijing: China Forestry Publishing House. 400 – 401. [于诚铭, 1992. 花曲柳窄吉丁. 见: 萧刚柔 主编. 中国森林昆虫(第二版). 北京: 中国林业出版社. 400 – 401]
- Zhang LY, Chen ZX, Yang GD, Meng QY, Huang QS, 1995. Studies on the control techniques of *Agrilus marcopoli* Obenberger. *Communications of Horticultural Science and Technology*, (4): 1 – 7. [张良玉, 陈周美, 杨国栋, 孟庆云, 黄启生, 1995. 绒毛白蜡窄吉丁虫防治技术的研究. 园林科技通讯, (4): 1 – 7]
- Zhao TH, Gao RT, Liu HP, Bauer LS, Sun LQ, 2005. Host range of emerald ash borer, *Agrilus planipennis* Fairmaire, its damage and the countermeasures. *Acta Entomologica Sinica*, 48(4): 594 – 599. [赵同海, 高瑞桐, Liu HP, Bauer LS, 孙龙强, 2005. 花曲柳窄吉丁的寄主植物范围、危害和防治对策. 昆虫学报, 48(4): 594 – 599]

(责任编辑: 袁德成)